ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 34, 2, 2000

УДК 576.89 : 574.895.122.1

О ВСТРЕЧАЕМОСТИ МОНОГЕНЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА CAPSALINAE (CAPSALIDAE) — ПАРАЗИТОВ МОРСКИХ РЫБ

© Т. П. Егорова

Проанализированы данные по встречаемости капсалин на их хозяевах — морских рыбах. Из 56 известных видов 33 являются монотипичными, что свидетельствует о высоком уровне специализации этих моногеней. Основная часть видов отмечена на трех семействах окунеобразных рыб: Scombridae, Istiophoridae, Xiphiidae. Рассмотрены факторы, имеющие значение в формировании специфичности у моногеней.

Подсем. Capsalinae Johnston, 1929 входит в состав сем. Capsalidae Baird, 1853 (отряд Capsalidea Lebedev, 1988, надсем. Capsaloidea Price, 1936). В результате анализа системы моногеней (Лебедев, Егорова, 1987; Lebedev, 1988) группа капсалоидных моногеней, включившая в свой состав кроме сем. Capsalidae сем. Dionchidae Johnston et Tiegs, 1922, Jagotrematidae Mane-Garzon et Gil, 1962 и Acanthocotylidae Price, 1935, была выделена нами в ранг отряда. Целесообразность такого выделения поддержана Бегером и Критским (Boeger, Kritsky, 1993), за исключением сем. Jagotrematidae, что обусловлено отсутствием репрезентативных данных для филетического компьютерного анализа.

Рассматриваемое подсем. Capsalinae по количеству видов занимает одно из первых мест среди капсалид в целом, к которым относятся еще 7 подсемейств: Trochopodinae (Price, 1936) Sproston, 1946, Benedeniinae Johnston, 1931, Entobdellinae Bychowsky, 1957, Encotyllabinae Monticelli, 1892, Nitzschiinae Johnston, 1931, Pseudonitzschiinae Yamaguti, 1965, Interniloculinae Suriano et Beverley-Burton, 1979.

Совокупность таких основных признаков, как большое число семенников, наличие спинно-маргинальных шипов на теле и одной пары слаборазвитых крючьев (которые иногда могут отсутствовать) на септированном прикрепительном диске (Егорова, 1989), отличает моногеней подсем. Capsalinae от остальных. Эти моногенеи обитают в основном на коже и жабрах, а также в носовой и ротовой полостях быстро передвигающихся океанических рыб и обладают очень мощным аппаратом прикрепления, к которым могут быть отнесены хорошо развитые передние присоски, краевые спинно-маргинальные шипы и прикрепительный диск с развитой мускулатурой и септами.

Капсалины встречаются на рыбах, обитающих в водах бассейнов трех океанов — Атлантического, Тихого и Индийского. Рассматривая особенности географического распространения капсалоидных моногеней в целом, Лалер (Lawler, 1981) обратил внимание на то, что большинство видов встречается на атлантических рыбах. Это, по его мнению, может навести на мысль о происхождении рассматриваемой группы из Атлантики. Однако нельзя исключить, что данный район просто изучен лучше остальных. Частота встречаемости моногеней подсем. Capsalinae, по данным нашего анализа (нами собраны сведения по изученности видового состава этой группы до 1989 г., у Лалера — до 1968 г.), на рыбах Атлантического и Тихого океанов достаточно высока и примерно одинакова, а в водах Индийского океана она незначительна. Однако анализ количественного и видового составов паразитофауны Мирового океана, проведенный на основе ряда исследований (Rohde, 1982), позволяет оценивать Мировой океан как систему двух областей Атлантики и Индо-Пацифики. Сходство фауны Индийского и Тихого океанов подтверждает точку зрения Лалера о различной степени изученности фауны капсалин от рыб из этих областей.

По последним данным (Егорова, 1989), в составе подсемейства числится 56 видов из 5 родов: *Capsala* Bosc, 1811 (16 видов), *Caballerocotyla* Price, 1960 (22), *Capsaloides* Price, 1938 (8), *Tristoma* Cuvier, 1817 (8) и *Nasicola* Yamaguti, 1968 (2), данные о встречаемости которых на семействах и отрядах хозяев — рыб, а также районы обнаружения в бассейнах того или иного океана (А — Атлантического, И — Индийского, Т — Тихого) представлены в таблице. Список видов капсалин по каждому роду составлен в последовательной встречаемости на 1, 2, 3 и т. д. видах хозяев. Монотипичными являются 33 (59 %) вида. 13 (23 %) видов капсалин паразитируют на 2 видах рыб, 6 (10.7 %) — на 3. Еще 4 вида капсалин встречаются на ряде рыб, относящихся к 5—7 видам.

Капсалины отмечены на трех отрядах костистых рыб (Perciformes, Tetraodontiformes и Pleuronectiformes) и трех отрядах акулообразных (Squaliformes, Rajiformes и Heterodontiformes). На первый взгляд, можно сделать вывод об очень широкой встречаемости капсалин на хозяевах, далеких в родственном отношении или вообще не имеющих между собой родственных связей. Однако, как уже указывалось Быховским (1957), одиночные сведения по встречаемости моногеней *Tristoma uncinatum* Muoticelli, 1889 и *Capsala squali* (Blanchard, 1847) Johnston, 1929 (sp. inq.) (= *Tristoma* s.) на рыбах отрядов Pleuronectiformes и Squaliformes соответственно являются либо случайными, либо ошибочными. А данные по встречаемости *Tristoma fuhrmanni* Guiart, 1928 (sp. inq.) и *T. coccineum* Cuvier, 1817 на Rajiformes и Heterodontiformes соответственно сомнительны и нуждаются в подтверждении. Других данных, свидетельствующих о паразитировании капсалин на рыбах этих 4 отрядов, нет.

На рыбах сем. Molidae из отряда Tetraodontiformes паразитируют 5 видов рода *Capsala* и 3 вида *Tristoma*, а на рыбах сем. Tetraodontidae — 1 вид *Capsala*.

Основная часть видов капсалин (47 видов из всех 5 родов) преимущественно встречается на рыбах сем. Scombridae, Istiophoridae и Xiphiidae (отряд Perciformes). На скумбриевых (Scombridae) известны 19 видов (86 % от общего количества видов рода) из рода *Caballerocotyla*, 5 (31 %) — *Capsala*, 2 (100 %) — *Nasicola*, 1 (13 %) — *Tristoma*. На парусниках (Istiophoridae) обнаружены представители также 4 родов, но состав и распределение несколько иные: 8 (100 %) видов рода *Capsaloides*, 5 (31 %) — *Capsala*, 3 (38 %) — *Tristoma*, 1 (5 %) — *Caballerocotyla*. На меч-рыбах (Xiphiidae) паразитируют 5 (62 %) видов рода *Tristoma* и 1 (6 %) — рода *Capsala*.

На рыбах сем. Scombridae чаще всего встречаются виды рода *Caballerocotyla*, при этом моногенеи из рода *Nasicola* — только на них, но совершенно нет находок видов рода *Capsaloides*, которые отмечены только на парусниках. В то же время на Istiophoridae зарегистрирован лишь 1 вид из рода *Caballerocotyla* и нет *Nasicola*. На Xiphiidae отмечена самая высокая встречаемость видов рода *Tristoma*.

По 1 виду из родов *Capsala* и *Caballerocotyla* отмечено соответственно на рыбах сем. Coryphaenidae и Platacidae. Однако определение Веласкес (Velasques, 1982) моногеней с *Platax orbicularis* как *Caballerocotyla* вызывает сомнения и требует исследования дополнительного материала.

Таким образом, анализ встречаемости капсалин показал, что основными их хозяевами являются скумбриеобразные рыбы сем. Scombridae, Istiophoridae и Xiphiidae. Кроме того, по данным Лебедева (1986) и Позднякова (1990), немногим более половины валидных видов моногеней, паразитирующих на скумбриеобразных рыбах Мирового океана, относятся к подотряду Mazocraeinea Bychowsky, 1957 (Oligonchoinea), остальные (42 вида) — принадлежат к рассматриваемому нами подсем. Capsalinae. Приведенные данные показывают, что соотношение числа паразитов к числу видов их хозяев («к») для капсалин близко к 1, что свидетельствует о сходных темпах эволюции этих паразитов с их хозяевами и является дополнительным подтверждением симпатрического видообразования у моногеней (Лебедев, 1987, 1988).

Распределение моногеней подсем. Capsalinae по хозяевам

Occurence of monogeneans subfamily Capsalinae

Моногенеи: род, вид	Число видов, на которых паразитирует моногенея	Рыбы		Район обнаружения
		семейство	отряд	
Capsala				
C. andhraensis	1	Scombridae	Perciformes	И
C. lintoni	1	»	»	А
C. megacotyle	1	Istiophoridae	»	И
C. cutanea	1	Molidae	Tetraodontiformes	А
C. martinieri	1	»	»	А, Т
C. grimaldii	1	»	»	А
C. molae	1	»	»	А
C. squali	1	Squalidae	Squaliformes	Т
C. cephala	2	Molidae	Tetraodontiformes	А
		Tetraodontidae	»	А
C. interrupta	2	Scombridae	Perciformes	А
C. poeyi	2	Istiophoridae	»	Т
C. pricei	2	»	»	И, Т
C. thynni	2	Scombridae	»	А
C. onchidiocotyle	3	»	»	А
C. laevis	5	Istiophoridae	»	А, И
		Xiphiidae	»	А
		Coryphaenidae	»	А
C. ovalis	7	Istiophoridae	»	И, Т
Caballerocotyla				
C. abidjani	1	Scombridae	»	А
C. albsmithi	1	»	»	Т
C. australis	1	»	»	Т
C. caballeroi	1	»	»	Т
C. gotoi	1	»	»	Т
C. gouri	1	»	»	И
C. gregalis	1	»	»	Т
C. katsuwoni	1	»	»	Т
C. magronum	1	»	»	Т
C. marielenae	1	Istiophoridae	»	Т
C. neothunni	1	Scombridae	»	Т
C. notosinense	1	»	»	Т
C. pelamis	1	»	»	А
C. pseudomagronum	1	»	»	А
C. foliacea	1	?	?	Т
C. philippina	1	Platacidae	»	Т
C. biparasitica	2	Scombridae	»	Т
C. manteri-affinis	2	»	»	Т
C. paucispinosa	2	»	»	Т
C. manteri	3	»	»	А, Т
C. verrucosa	3	»	»	А, И
C. nozavae	6	»	»	А, Т

(Продолжение таблицы)

Моногенеи: род, вид	Число видов, на которых паразитирует моногенея	Рыбы		Район обнаружения
		семейство	отряд	
Capsaloides				
C. cornutus	1	Istiophoridae	Perciformes	A
C. perugiai	1	»	»	A
C. tetrapteri	1	»	»	T
C. magnaspinosus	2	»	»	A, T
C. cristatus	2	»	»	T
C. istiophori	2	»	»	T
C. nairagi	2	»	»	T
C. sinuatus	2	»	»	T
Tristoma				
T. adcoccineum	1	Xiphiidae	»	T
T. adintegrum	1	»	»	T
T. levinsenii	1	Scombridae	»	A
T. fuhrmanni	1	Rajidae	Rajiformes	?
T. uncinatum	1(?)	Pleuronectidae	Pleuronectiformes	?
T. integrum	3	Xiphiidae	Perciformes	A, T
		Istiophoridae	»	A
		Molidae	Tetraodontoformes	A
T. papillosum	3	Xiphiidae	Perciformes	A
		Istiophoridae	»	A
		Molidae	Tetraodontifomes	A
T. coccineum	6	Xiphiidae	Perciformes	A, T
		Istiophoridae	»	A
		Molidae	Tetraodontiformes	A
		Sphyrnidae	Heterodontiformes	A
Nasicola				
N. hogansi	1	Scombridae	Perciformes	A
N. klawei	3	»	»	A, T

В связи с этим интересно также отметить факты «однородового» одновременного паразитизма (Euzet, 1972; Лебедев, 1979, 1988), замеченные у капсалин в 16 случаях в виде 9 дублетов, 5 триплетов и по 1 квартету и квинтету соответственно количеству видов одного рода, встречающихся одновременно на одном и том же хозяине.

Так, у рыбы *Auxis thazard* (Scombridae) из Южно-Китайского моря обнаружены *Caballerocotyla manteri* (Price, 1951) Price, 1960 и *C. manteri-affinis* Mamaev, 1968; у *Thunnus thunnus* (Scombridae) из Средиземного моря — *Capsala interrupta* (Monticelli, 1891) Johnston, 1929 и *C. onchidiocotyle* (Setti, 1899) Johnston, 1929; у *Makaira indica* (Istiophoridae) из восточной части Тихого океана (Гавайи и побережье Мексики и Панамы) — *Capsala poeyi* (Peres-Vigueras, 1935) Price, 1938 и *C. pricei* Hidalgo-Escalente, 1950; у *Makaira audax* из района Гавайских о-вов — *Capsaloides istiophori* Yamaguti, 1968 и *C. sinuatus* (Goto, 1894) Price, 1938; у *Tetraptus albidus*

(Istiophoridae) из Атлантического побережья США — *Capsaloides cornutus* (Verrill, 1875) Johnston, 1929 и *C. magnaspinosus* Price, 1939; у *Tetrapturus belone* из Средиземного моря — *Tristoma integrum* Diesing, 1850 и *T. coccineum* Cuvier, 1817. У тунцов *Thunnus albacares* и *T. obesus* из восточной части тропической Атлантики совместно паразитируют по 2 вида капсалин соответственно: *Caballerocotyla abidjani* Bussieras et Baudin-Laurencin, 1970, *C. biparasitica* (Goto, 1894) Price, 1960 и *C. pseudomagronum* Bussieras, 1972, *C. verrucosa* Bussieras, 1972. У тех же хозяев, но из района Гавайских о-вов, отмечено совместное паразитирование по 3 вида капсалин: *Caballerocotyla neothynni* (Yamaguti, 1968) Oliva, 1986, *C. biparasitica*, *C. nozawae* (Goto, 1984) Egorova, 1989 и *C. gotoi* (Yamaguti, 1968) Oliva, 1986, *C. biparasitica*, *C. nozawae*. Меч-рыба (Xiphias gladius), обитающая в районе Гавайских о-вов, является хозяином пары видов: *Tristoma adcoccineum* Yamaguti, 1968 и *T. adintegrum* Yamaguti, 1968; у этой же рыбы из Атлантики зарегистрированы три совместно паразитирующие капсалиды: *Tristoma integrum*, *T. coccineum* и *T. papillosum* Diesing, 1836. Три вида — *Capsaloides tetrapteri* Yamaguti, 1968, *C. cristatus* Yamaguti, 1968 и *C. nairagi* Yamaguti, 1968 — паразитируют одновременно на *Tetraptus angustirostris* в районе Гавайских о-вов. На *Thunnus affinis* (Scombridae) из Южно-Китайского моря отмечены 4 совместно паразитирующих вида — *Caballerocotyla notosinense* Mamaev, 1968, *C. paucispinosa* Mamaev, 1968, *C. manteri* и *C. manteri-affinis*. У *Mola mola* (Molidae) из Атлантики совместно могут паразитировать 3 вида из рода *Tristoma* — *T. papillosum*, *T. coccineum*, *T. integrum* и 5 видов из рода *Capsala* — *C. martinierei* Bosc, 1811, *C. cutanea* (Guiart, 1938) Sproston, 1946, *C. grimaldii* (Guiart, 1938) Sproston, 1946, *C. mola* (Blanchard, 1847) Johnston, 1929, *C. cephala* (Risso, 1826) St. Remy, 1898.

Все это свидетельствует о высокой степени специфичности капсалин, выработанной в результате очень древних связей, сложившихся у данной группы паразитов с их хозяевами. Присутствие в подсемействе небольшого числа неспецифичных видов для некоторых групп хозяев говорит, скорее всего, о вторичности их перехода на этих рыб (Тимофеева, 1987).

Известно, что моногенеи вообще являются одной из самых специализированных групп среди паразитов. Около 75 % всех видов этих паразитов инвазируют по 1 виду хозяина, 95 % ограничены одним родом или одним семейством. В выработке такой высокой специализации у моногеней, по всей вероятности, большое значение имеет сочетание таких факторов, как постоянство пищи (кровь или эпителий) и высокая степень морфологической адаптации прикрепительных органов к определенной форме жаберных лепестков, чешуи или эпителию хозяев. При этом высокая степень приспособления паразита к хозяину приводит к существенным морфофизиологическим и биохимическим изменениям, что влечет за собой невозможность существования его на другом хозяине. По-видимому, сложноустроенные и высокоспециализированные прикрепительные органы моногеней могут выполнять свои функции только на морфологически сходных и, следовательно (в большинстве случаев), близкородственных видах хозяев, что формирует определенные стабильные филогенетические отношения между ними. Так, по данным экспериментов, проведенных в Нью-Йоркском аквариуме (Nigrelli, 1937), заражению моногенеями *Neobenedenia melleni* (MacCallum, 1927) Yamaguti, 1963 подверглись рыбы 41 вида, принадлежащие к 15 семействам перкоморфных, в то время как находящиеся в контакте с ними элазмобранхии заражению не поддавались. В таких случаях паразит может служить своеобразным индикатором филогенетического родства зараженных им рыб.

Немалую роль в выработке специфичности у моногеней играет отсутствие в цикле их развития промежуточного хозяина, что уменьшает вероятность вымирания паразита или перехода его на другого хозяина. Исследования Кирна (Kearn, 1967) показали, что личинки моногеней, свободно перемещаясь в толще воды, отыскивают «своего» хозяина вследствие способности реагировать на специфические вещества, которые секретируют кожные покровы хозяина. Например, личинка моногенеи *Entobdella solea* (Beneden et Hesse, 1863) Johnston 1929 — паразита морского языка

Solea solea в экспериментальных условиях «выбирала» только этого хозяина, игнорируя даже родственные ему виды.

Обладая высокой специфичностью, моногенеи вполне могут быть использованы в качестве биологических меток для популяционного изучения их хозяев. К примеру, из рассмотренных нами выше капсалин для этих целей предлагается использовать 4 вида рода *Tristoma* в качестве индикаторов двух популяций мечерылых (*Xiphias gladius*) в Атлантическом и Тихом океанах и 2 вида из рода *Caballerocotyla* для двух популяций тунцов (*Thunnus albacares*) в Гвинейском заливе (Baudin-Laurencin, 1971).

Список литературы

Быховский В. Е. Моногенетические сосальщики их система и филогения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 509 с.

Егорова Т. П. Таксономический анализ подсемейства Capsalinae (Monogenoidea, Capsalidae) // Паразитологические исследования. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 46—54.

Лебедев Б. И. О некоторых аспектах экологии и эволюции моногеноидей // Журн. общ. биологии. 1979. Т. 40, № 2. С. 271—281.

Лебедев Б. И. Закономерности паразито-хозяинных отношений моногеней и скумбриевых рыб // Современный состав промысла тунцов и экол. скумброидных рыб. Калининград: АнталтНИРО, 1986. С. 157—159.

Лебедев Б. И. О соотношении темпов эволюции моногеней и их хозяев // Мат. 5-й нац. конф. по паразитологии, 1987. Болгария, Варна, 1987. С. 10.

Лебедев Б. И. (Lebedev B. I.). Monogenea in the light of new evidence and their position among platyhelminths // Angew. Parasitol. 1988. Bd 29. P. 149—167.

Лебедев Б. И., Егорова Т. П. Капсалообразные моногенеи, объем группы и ее статус в системе // Паразитология и патология морских организмов. Тез. докл. VI Всесоюз. симпоз., 21—23 апр. 1987 г. Калининград, 1987. С. 104—106.

Поздняков С. Е. Гельминты скумбриеобразных рыб Мирового океана. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. 186 с.

Тимофеева Т. А. Приуроченность представителей различных подсемейств Capsalidae (Monogenea) к определенным группам хозяев // Паразитология и патология морских организмов. Тез. докл. IV Всесоюз. симпоз., 21—23 апр. 1987 г. Калининград, 1987. С. 120—122.

Baudin-Laurencin F. Crustaces et helminthes de l'albacore (Thunnus albacares) du Golfe du Guinee. Note preliminaire // Doc. sci. Cent. Rech. oceanogr. Abidjan. 1971. Vol. 2. P. 11—30.

Boeger W. A., Kritsky D. C. Phylogeny and revised classification of the Monogenoidea Bychowsky, 1937 (Platyhelminthes) // Systematic Parasitology. 1993. Vol. 26. P. 1—32.

Euzet L. Parasitisme branchial simultane per deux especes congreneriques de monogenes Monopisthocotylea // C. R. I Multicolloq. Europ. parasitol. Rennes. 1972. P. 76—77.

Kearn G. C. Experiments on host finding and host-specificity in the monogenean skin parasite Entobdella soleae // Parasitology. 1967. Vol. 57, part. 3. P. 585—605.

Lawler A. R. Zoogeography and host-specificity of the superfamily Capsaloidea Price, 1936 (Monogenea: Monopisthocotylea). Special paper in Marine Science. 1981. N 6. 650 p.

Nigrelli R. F. Futher studies on the susceptibility and acquired immunity of marine fishes to Epibdella melleni, a monogenetic trematoda // Zoologica. N. Y. 1937. Vol. 22, N 2. P. 185—192.

Rohde K. Ecology of Marine Parasites. St. Lucia; London; N. Y., 1982. 245 p.

Velasques C. C. Monogenea (Capsaloidea) from Philippine marine fishes // Proc. Helminthol. Soc. Wash. 1982. Vol. 49, N 2. P. 176—184.

БПИ ДВО РАН,
Владивосток, 690022

Поступила 11.05.1995

OCCURENCE OF MONOGENEANS OF THE SUBFAMILY CAPSALINAE (CAPSALIDAE) PARASITES OF MARINE FISHES

T. P. Egorova

Key words: occurence, Capsalinae, perciform fish, host specificity, monoxeny.

SUMMARY

The data on an occurence of capsalines in marine fishes are analized. 33 capsaline species among 55 recently known species are monoxienous, that points to the high specialization of these monogeneans. The majority of species are recorded from three subfamilies of perciform fishes: Scombridae, Istiophoridae, Xiphiidae. Possible factors causing the high specificity in monogeneans are discussed.